Cryptogamie, Mycol., 1989, 10 (4): 283-304

L'ULTRASTRUCTURE DES ASQUES ET DES ASCOSPORES DU *PSEUDOPITHYELLA MINUSCULA* (Ascomycètes Pézizales Sarcosomataceae)

J.C DONADINI†, H. CHACUN, M.C MALHERBE et A. BELLEMÈRE

Laboratoire de Mycologie, ENS Lyon, Services de Saint-Cloud, F 92211 Saint-Cloud Cédex, France.

RÉSUMÉ - Les espèces types des genres *Sarcoscypha* et *Pseudopithyella* sont proches par l'ultrastructure de leurs asques et de leurs ascospores. Ces 2 genres sont donc à placer dans une même famille (Sarcosomataceae). Ils sont cependant distincts. Les asques du *P. minuscula* sont plus différenciés que ceux du *S. coccinea* (présence d'un épaulement) et leur déhiscence met en oeuvre un mécanisme plus élaboré. Par contre la paroi des ascospores révèle davantage de différenciation chez *S. coccinea* que chez *P. minuscula* (périspore assez bien développée, paroi propre plus complexe).

ABSTRACT - The type species of the genera *Sarcoscypha* and *Pseudopithyella* are similar by the ultrastructure of their asci and ascospores. So these 2 genera have to be placed in the same family (Sarcosomataceae). They are distinct however. In *P. minuscula* asci are more differentiated than those of *S. coccinea* (existence of a shoulder) and their dehiscence results in a more elaborated mechanism ; oppositingly the ascospores show more differentiations in *S. coccinea* than in *P. minuscula* (rather well developed perispore, more complicated proper wall).

MOTS CLÉS : asque, ascospore, déhiscence, paroi, Sarcosomataceae, *Sarcoscypha*, *Pseudopithyella*.

Pseudopithyella minuscula est un petit Discomycète qui a été signalé pour la première fois sur ramules de *Cupressus* et de *Juniperus*, près de Lisbonne, par Boudier & Torrend (1911), qui l'ont rangé dans le genre *Sarcoscypha*. Il a été plus tard rencontré aux Bermudes sur *Juniperus bermudiana* par Seaver (1927,1928) qui l'a placé dans le genre nouveau *Pseudopithyella*, en raison des particularités de la déhiscence de ses asques. Clements & Shear (1931) le conservent dans *Sarcoscypha*,ainsi que Le Gal (1953) (sous le nom de *Plectania*), mais le genre *Pseudopithyella* est généralement accepté par les mycologues (Eckblad, 1968 ; Korf, 1973 ; Korf

† J.C. DONADINI est décédé subitement, le 30 novembre 1987, alors que cet article était en préparation. Les autres co-auteurs ont achevé cette publication en s'efforçant de ne pas trahir sa pensée, souhaitant lui rendre un hommage posthume.

& Zhuang, 1985 ; Eriksson & Hawksworth, 1987). *P. minuscula* var. *magnispora* a été décrit par Thind et Waraitch (1964) ; Dissing & Raitviir (1974) le considèrent comme une espèce distincte.

MATERIEL ET METHODES

Les échantillons de *Pseudopithyella minuscula* ont été récoltés par l'un de nous (J-C.D) en bordure de la mer Méditerranée, sur débris de conifères (*Cupressus*), non loin de Marseille. Les asques en ont été étudiés en microscopie électronique à balayage (J-C.D) et par transmission selon des techniques décrites antérieurement (Bellemère, 1977 ; Donadini, 1985).

RESULTATS

Les très jeunes asques (Fig. 1A), encore binucléés, sont très allongés (environ 25 x 2 µm), avec un crochet ascogène basal relativement volumineux. Ils sont vacuolisés près de leur sommet, ainsi qu'à leur base et entre les 2 noyaux. Leur paroi très mince, 0,1µm, homogène, riche en polysaccharides (réactivité au test Patag), est recouverte d'une frange externe (gélin = périascus) et doublée, du côté interne, d'un espace périplasmique clair (0,1µm). Des corps de Woronin sont présents au voisinage du pore de la base de l'asque.

Les asques un peu plus âgés, mais encore jeunes (Pl. I A, Fig.1B), à noyau médian (noyau de fusion), sont plus larges (0,4µm). Leur épiplasme est riche en mitochondries souvent allongées ou en forme d'haltère. Leur paroi latérale, toujours homogène, est plus épaisse qu'au stade précédent (0,25µm), mais moins réactive ; seule une mince couche superficielle y est Patag+ . A ce stade des vésicules cytoplasmiques à contenu dense (Patag +) confluent avec le plasmalemme, fortement Patag +. Au sommet de l'asque la paroi est nettement amincie.

A un stade légèrement plus âgé (Pl. I B, Fig. 1C), l'asque a plus de 5µm de diamètre. L'épiplasme est devenu beaucoup plus dense. La paroi latérale, qui est nettement plus épaisse (0,5µm), devient nettement renflée au-dessous de l'apex mais s'amincit à l'extrême apex, qui est légèrement aplati. La paroi de l'asque comporte maintenant 2 couches distinctes. La couche externe, plus réactive, est épaissie au niveau du renflement où sa partie profonde contient de nombreux granules très fins, Patag +, mais elle est un peu plus mince au sommet de l'asque. La couche interne, moins développée que l'externe, et d'épaisseur assez égale, a un aspect clair. Cette couche correspond à la couche d de l'asque, sensu Bellemère (1975). Une étude attentive montre que la couche externe est essentiellement formée par la couche c (où l'on distingue, de l'intérieur vers l'extérieur, 3 sous-couches : c3 qui est assez sombre, c2 qui est claire et c1 qui est assez sombre) ; vers l'extérieur une très mince couche b, transparente, est d'observation difficile ; la fine couche su-

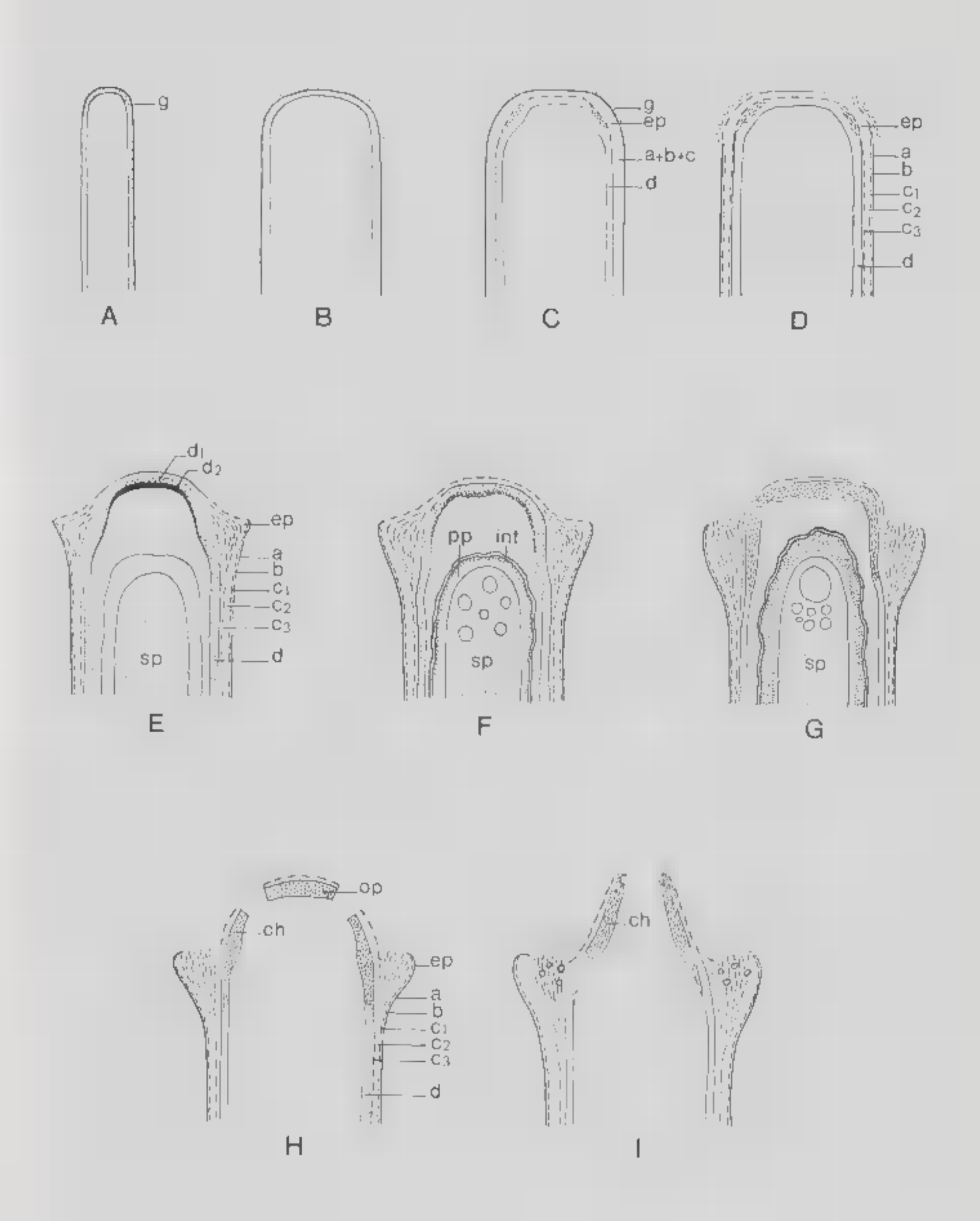


FIGURE 1 - Schéma du développement du sommet de l'asque et de la déhiscence de celui-ci chez *Pseudopithyella minuscula*. Voir le texte. (Mêmes abréviations que pour les planches).

FIGURE 1 - Development of the ascus top and dehiscence in *Pseudopithyella minuscula*. Schema. See the text. (Abbreviations are the same as for plates).

perficielle, a, fortement réactive, est coiffée, au sommet de l'asque, par un gélin peu réactif qui semble limité vers l'extérieur par une fine membrane.

Au cours des divisions nucléaires l'asque continue à s'élargir (ø > 6μm). A son sommet, plus étalé et plus aplati (Pl. II A, Fig. 1D), la paroi reste mince et devient moins réactive au test Patag. Au-dessous du sommet de l'asque le renflement de la paroi se renforce. Au niveau de ce renflement la structure de la paroi se différencie. En particulier, dans la partie externe, la sous-couche profonde, c3, s'épaissit en une plage, allongée longitudinalement, plus granuleuse et plus riche en polysaccharides. La couche superficielle de la paroi (couche a) est, elle aussi, épaissie et prend une structure irrégulièrement fibrilleuse alors qu'elle est discrète sur le flanc de l'asque et ne forme qu'un liséré sombre au sommet de celui-ci. De larges vacuoles commencent à se former dans la partie supérieure de l'épiplasme.

A un stade postérieur à la différenciation des ascospores (Pl.II B, Pl.III A; Fig. 1E) l'épaisseur de la paroi n'a guère varié au sommet de l'asque mais, latéralement, elle est devenue plus importante. Dans la région sous-apicale de l'asque l'épaississement, notablement renforcé, constitue maintenant un épaulement saillant vers l'extérieur. La partie interne de la paroi ascale (couche d), épaisse d' environ 0,15μm, est devenue bien réactive au test Patag ; elle est maintenant subdivisée en 2 sous-couches, l'une externe (d1), moins sombre et l'autre interne (d2) formant un liséré plus dense contre le plasmalemme. Vers le sommet de l'asque l'ensemble de la couche d se renforce graduellement et, à l'apex de l'asque, son épaisseur atteint environ 0,3μm ; sa partie profonde, d2, devient plus réactive. La partie externe de la paroi de l'asque, plus épaisse (0,4μm) est maintenant moins réactive que la partie interne ; elle devient très importante au niveau de l'épaulement de l'asque (> 0,75μm), mais s'amincit brutalement au-dessus de celui-ci, et, à l'apex de l'asque, elle n'a plus que 0,1μm d'épaisseur. Son mince revêtement externe, (couche a) , très réactif, est plus ou moins recouvert, çà et là, de quelques éléments de gélin. La couche b, sous-jacente, d'épaisseur très réduite, est rarement distincte sur les coupes en raison de sa minceur et de son peu de contraste. Dans la couche c, plus interne et assez épaisse, la strate c3 est nettement plus développée au niveau de l'épaulement sous-apical mais elle s'amincit brutalement à l'apex de l'asque en ne restant réactive que dans sa partie la plus profonde. Alors on ne la distingue plus, vers l'extérieur, de c2, de c1 et de b qui, en principe, la recouvrent, a étant seul discernable. A ce stade l'épiplasme sommital se réduit à une mince couche qui entoure une grande aire claire d'aspect vacuolaire mais dont le tonoplaste fait défaut ; il est grossièrement granuleux, les mitochondries y sont rares, des globules lipidiques de petite taille y sont assez abondants. La paroi sporale, déjà épaisse (> 0,5μm), n'est pas encore sensiblement différenciée.

Au cours de la maturation des spores (Pl. III B; Fig. 1F) la structure générale de l'apex de l'asque est analogue à celle du stade précédent. Toute-

fois la couche d de la paroi, plus réactive, est devenue plus épaisse (0,7μm); sa subdivision en 2 sous-couches s'estompe; elle forme une sorte de coupole, sertie à sa base dans l'épaulement de l'asque. Sous la face inférieure de cette coupole, une très légère saillie annulaire commence à se former autour du futur opercule apical. L'épiplasme latéral, qui n'est plus désormais qu'une pellicule encore assez épaisse où persistent des globules lipidiques, s'amincit au sommet de l'asque. La spore supérieure, au contour encore irrégulier, est contenue dans une aire d'aspect vacuolaire. Sa paroi, assez épaisse (> 0,5μm), est clairement différenciée en plusieurs parties. L'externe, très mince, mais d'épaisseur régulière (> 0,05μm), est trilamellaire (une lamelle Patag + de part et d'autre d'une lamelle transparente); elle peut être interprétée comme une *paroi intermédiaire* (sensu Bellemère & Mélendez-Howell, 1976), la périspore faisant défaut. Le reste de la paroi constitue donc la *paroi propre*; d'aspect clair en profondeur, celle-ci est un peu plus réactive vers l'extérieur mais comporte une mince zone plus transparente au contact de la paroi intermédiaire. Le sporoplasme contient des globules lipidiques ; les plus gros sont assez réactifs au test Patag, d'autres, plus petits et plus réactifs, sont souvent groupés.

Peu avant la déhiscence de l'asque (Pl. IV A, B; Fig. IG) la partie externe de la paroi de l'asque (couches a + b + c) mince et claire, qui recouvrait primitivement la coupole sommitale (couche d), se dissocie. La coupole elle-même, devenue plus réactive, a une texture plus dense. La saillie annulaire formée précédemment à sa face inférieure, à peine plus développée, est devenue cependant beaucoup plus discernable. Extérieurement à cette saillie, la future zone de déhiscence est maintenant distincte dans l'épaisseur de la coupole sous forme d'un mince anneau d'aspect plus clair. A sa base, la coupole paraît s'achever brusquement en biseau juste au-dessous du niveau de l'épaulement de l'asque ; cet aspect tient à ce que la couche d qui la constitue perd brutalement sa réactivité au test Patag à ce niveau ; elle reste néanmoins présente sur tout le flanc de l'asque. Sur le dessus de l'épaulement, des fibrilles de gélin irrégulières et peu réactives apparaissent. Autour de l'ascospore supérieure, l'épiplasme est entièrement résorbé. Dans les spores, les globules lipidiques ont maintenant une position polaire ; la paroi s'est faiblement épaissie, la texture de sa partie profonde, claire, devenant plus ou moins fibro-vésiculaire.

Au moment de la déhiscence de l'asque (Pl. V A; Fig.III) l'opercule, détaché circulairement au niveau de la zone de déhiscence, est projeté vers le haut ; assez épais, il est formé essentiellement par la couche d de l'asque, les couches plus externes de la paroi ayant disparu à son niveau (la Pl. V A correspond à un asque dont la déhiscence a été accidentellement précoce car les couches externes de la paroi sont encore présentes au-dessus de l'opercule). Au-dessous de l'opercule le flanc de la coupole forme maintenant un cône surbaissé qui surplombe l'épaulement. En fin de déhiscence (Pl. V B), le cône que forme la coupole se trouve resserré en une étroite cheminée qui, à son sommet, a une texture vésiculeuse. Extérieurement la cheminée est re-

couverte par une mince couche claire ; celle-ci, qui était à peine distincte antérieurement, est maintenant discernable jusqu'à la base de la cheminée sertie dans l'épaulement. Celui-ci, formé pour l'essentiel de fibrilles longitudinales réactives, devient nettement vésiculeux dans sa partie supéro-externe. Ces fibrilles, agissant probablement comme les éléments d'un sphincter, tendent à refermer l'ouverture apicale de l'asque favorisant la projection des ascospores. Au-dessus, la cheminée, formée par le sommet de la coupole, sert de guide aux spores assurant aussi leur libération au-dessus de la surface hyméniale. La mince couche claire qui recouvre extérieurement toute la cheminée a sans doute un rôle de lubrifiant entre l'épaulement et la cheminée lors de l'expulsion des spores. Le mécanisme de déhiscence de *P. minuscula* est donc très élaboré.

Dans les ascopores proches de leur maturité (Pl. VI A), des lipides occupent les pôles de la spore. Le sporoplasme contient aussi des grains de glycogène rassemblés en petits amas plus ou moins confluents autour de nombreuses mitochondries petites et peu réactives. La paroi ascosporale (Pl. VI C; Fig. $2A_2$) est essentiellement formée par la paroi propre; celle-ci, faiblement réactive au test Patag, est transparente dans sa partie la plus profonde. La paroi ascale (Pl. VI C; Fig. $2A_1$), étroitement appliquée contre les spores unisériées, dessine un sinus annulaire entre chacune d'elles.

Les paraphyses cylindriques (Pl. VI B), à longues cellules, ont une paroi très réactive au test de Thiéry; elles renferment de petits globules lipidiques, plus nombreux près de l'apex ; quelques fins granules de glycogène y sont aussi présents.

DISCUSSION

Au voisinage de l'apex, la paroi ascale a une structure analogue chez *Pseudopithyella minuscula* et chez *Sarcoscypha coccinea*. Toutefois chez *P. minuscula* la couche d de la paroi est bien développée sur le flanc de l'asque (Pl. VI C ; Fig. $2A_1$) alors que chez *S. coccinea* celle-ci est très mince à ce niveau (Pl. VII B, IX A ; Fig. $2B_1$).

L'apex de l'asque de *P. minuscula* est analogue dans sa constitution à celui du *S. coccinea* (Samuelson, 1975; Van Brummelen, 1975, 1978; Bellemère, 1977) (Pl. VII A). Dans les 2 cas la couche d de la paroi forme une coupole (= sous-opercule = suboperculum sensu Samuelson, 1975), très réactive au test de Thiéry, dont la base est amincie et dont le sommet, assez épais, est recouvert par les couches externes de la paroi (c + b + a) et par un peu de gélin, d'aspect plus clair. A l'origine cette coupole est aussi subdivisée en 2 sous-couches chez *S. coccinea* (Pl. VII A). Sous la coupole une aire vacuolaire bien développée sépare l'épiplasme pariétal de la spore supérieure. Au moment de la déhiscence l'opercule de *S. coccinea*, assez épais, se sépare, à l'apex de l'asque, de la même façon que chez *P. minuscula*, par le jeu d'une étroite zone de déhiscence annulaire (Pl. VII B et

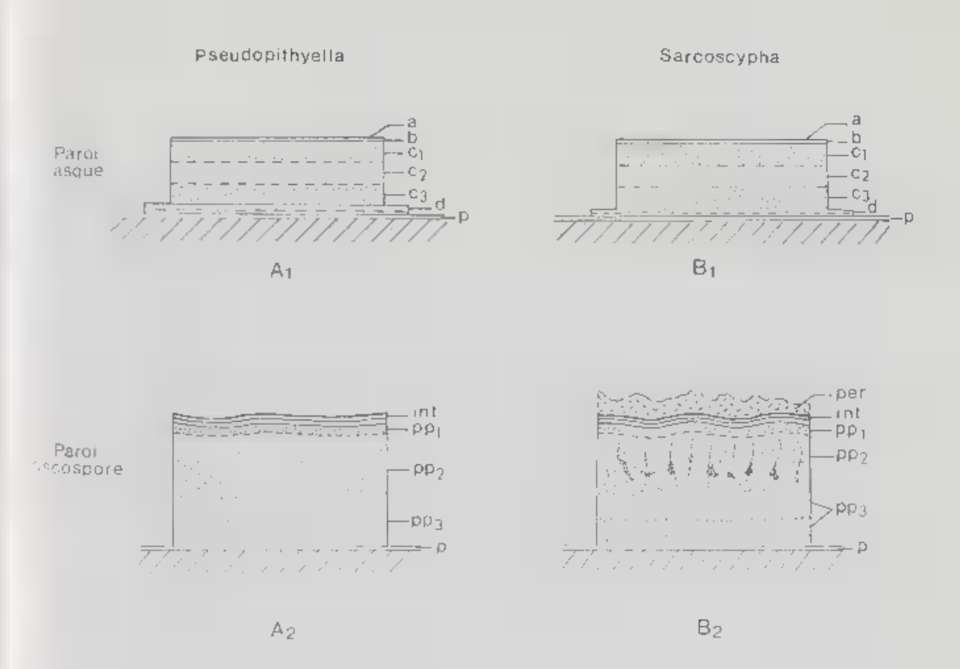


FIGURE 2 - Schémas comparés de la structure de la paroi de l'asque et de l'ascospore chez *Pseudopithyella minuscula* (respectivement A_1 et A_2) et chez *Sarcoscypha coccinea* (respectivement B_1 et B_2). Voir le texte. (Mêmes abréviations que pour les planches).

FIGURE 2 - Comparative schemas of wall structure in ascus and ascospore in *Pseudopithyella minuscula* (respectively A_1 et A_2) and in *Sarcoscypha coccinea* (respectively B_1 et B_2). See the text. (Abbreviations are the same as for plates).

VIII A). Toutefois il n'y a aucune trace d'épaississement sous-apical de la paroi (épaulement) chez *S. coccinea*; de ce fait, chez cette espèce, la cheminée, formée par le sommet de la coupole après la déhiscence de l'asque, n'est sertie à sa base d'aucun épaississement de la paroi externe de l'asque dont l'aspect reste banal. Cependant cette paroi semble pouvoir se séparer en partie de la cheminée (Pl. VIII A, flèche). Il faut aussi noter que chez *P. minuscula* les couches externes de la paroi qui recouvrent l'opercule s'effacent à la déhiscence alors que chez *S. coccinea* elles persistent et même s'épaississent.

Des analogies existent aussi dans la structure fine de la jeune paroi sporale entre *P. minuscula* et *S. coccinea* (Fig. 2). Chez les 2 espèces la paroi intermédiaire est trilamellaire (la lamelle médiane étant claire) et, dans la paroi propre, on distingue une partie externe assez réactive et une partie profonde, claire mais finement granuleuse. (cf. Merkus, 1976, Pl. 12 D). Cependant chez *P. minuscula* on n'observe pas, au contact du plasmalemne sporal, la mince couche réactive présente chez *S. coccinea* (Pl. IV A ; Pl. IX

A). Dans les spores de *P. minuscula* la périspore est en général absente alors que les pôles des ascospores de *S. coccinea* comportent le plus souvent une périspore externe dense, assez réactive au test de Thiéry (Pl. IX A). Toutefois il arrive que des éléments périsporiaux polaires coiffent des spores chez *P. minuscula*.

Chez *S. coccinea* la paroi propre des spores mûres est plus complexe que chez *P. minuscula* (Pl. IX B ; Pl. VI A). Sur les coupes on y observe, à la base de la sous-couche externe, des taches réactives assez importantes, différant par leur forme et par leur taille, plus ou moins disposées de façon radiaire. De plus, dans la sous-couche médiane de la paroi propre, des granulations moins réactives que les taches, mais plus nombreuses, sont disposées en une mince strate discontinue. De telles différenciations de la paroi, taches et granulations, n'existent pas dans les ascospores de *P. minuscula*.

Pour résumer, on peut dire que chez *P. minuscula* et chez *S. coccinea* le développement de la paroi sporale est similaire, mais que, chez *P. minuscula* la paroi est beaucoup moins différenciée, la périspore est irrégulièrement présente, la paroi propre est dépourvue d'une sous-souche interne et ses sous-couches moyenne et externe ne comportent ni granulations, ni taches réactives.

Le *Pseudopithyella minuscula* et le *Sarcoscypha coccinea* ont donc des asques d'un même type (type *Sarcoscypha* de Van Brummelen, 1978), qui s'ouvrent par un opercule et chez lesquels la couche c est amincie au sommet alors que la couche d est épaissie et subdivisée, au moins au début, en 2 sous-couches d1 et d2. Mais chez ces 2 espèces les asques ont évolué de façon différente. Chez *P. minuscula* la couche d est bien développée sur le flanc de l'asque, la déhiscence est très élaborée (épaulement) mais la paroi sporale est relativement simple ; chez *S. coccinea* la couche d est très mince latéralement, la déhiscence est moins spécialisée mais la paroi sporale est beaucoup plus différenciée (périspore, sous-couche interne de la paroi propre, zones plus réactives).

En conclusion, l'étude fine des asques et des ascospores des espèces types des genres *Pseudopithyella* et *Sarcoscypha* confirme que ceux-ci sont étroitement apparentés. La présence d'une différenciation remarquable de l'apex (épaulement) et d'un mécanisme de déhiscence élaboré dans les asques de *Pseudopithyella* justifie cependant qu'ils soient distingués l'un de l'autre (Donadini, 1986 "1987"). Ces 2 genres ont donc leur place l'un près de l'autre dans une même famille, celle des Sarcosomataceae (Korf, 1970), non seulement en raison de leur type d'asque mais aussi pour d'autres caractéristiques, en particulier la structure des paraphyses (cf. Pl. VI B et VIII B) et celle de l'excipulum (Le Gal, 1953; Eckblad, 1968; Denison, 1972). Quoique proches l'un de l'autre, les genres *Sarcoscypha* et *Pseudopithyella* fournissent d'intéressants éléments relativement à l'évolution de l'asque (et

de sa déhiscence), et à celle des ascospores, à l'intérieur d'un même groupe naturel.

REMERCIEMENTS

L'assistance technique de M. Letalnet et E. Vast pour les photographies, de T. Casses pour les dessins et de E. Vadé pour la frappe du manuscrit a été particulièrement appréciée.

BIBLIOGRAPHIE

BELLEMÈRE A., 1975 - Etude ultrastructurale des asques : la paroi, l'appareil apical, la paroi des ascospores chez des Discomycètes inoperculés et des Hystériales. *Physiol. Vég.* 13: 393-406.

BELLEMÈRE A. et MÉLENDEZ-HOWELL L.M., 1976 - Etude ultrastructurale comparée de l'ornementation externe de la paroi des ascospores de deux Pézizales : *Peziza fortini* n. sp., récoltée au Mexique et *Aleuria aurantia* (Oed. ex Fr.) Fuck. *Rev. Mycol. (Paris)* 40 : 3-19.

BELLEMÈRE A., 1977 - L'appareil apical de l'asque chez quelques Discomycètes : étude ultrastructurale comparative. *Rev. Mycol. (Paris)* 41: 233-264.

BOUDIER E. et TORREND C., 1911 - Discomycètes nouveaux du Portugal. *Bull. Soc. Mycol. France* 27: 127-136.

CLEMENTS F.E. and SHEAR C.L., 1931 - *The genera of Fungi.* New-York, Hafner, 496p., 58pl.

DENISON W.C., 1972 - Central American Pezizales. IV. The genera *Sarcoscypha, Pithya* and *Nanoscypha*. *Mycologia* 64: 609-623.

DISSING H. and RAITVIIR A., 1974 - Discomycetes of middle Asia. III. Otideaceae, Helvellaceae, Morchellaceae and Sarcoscyphaceae from the Tien-Shan moutains. *Izv. Akad. Nauk Estonsk. SSR, Sér. Biol.* 23: 104-110.

DONADINI J.C., 1985 - Hygrosaturation et pseudolyophilisation, techniques nouvelles pour l'étude des Ascomycètes par la microscopie électronique à balayage (M.E.B. ou scanning). Application à l'étude morphologique de *Lachnum virgineum* Batsch : Fr. (*Dasyscyphus virgineus* S.F. Gray) Discomycète inoperculé (Hyaloscyphaceae, Helotiales). *Bull. Soc. Linn. Provence* 37 : 135-144.

DONADINI J.C., 1986 "1987" - Discomycètes (1) : Macro - et microphotos en microscopie électronique à balayage (M.E.B.) - De la recherche à la vulgarisation. *Bull. Soc. linn. Provence* 38 : 149-160.

ECKBLAD F.E., 1968 - The genera of Operculate Discomycetes. *Nytt Mag. Bot.* 15, 1-2 : 1-191.

ERIKSSON O. and HAWKSWORTH D.L., 1987 - An alphabetic list of the generic names of Ascomycetes. *Systema Ascomycetum* 6 : 1-109.

KORF R.P., 1970 - Nomenclatural notes. VII. Family and tribe names in the Sarcoscyphineae (Discomycetes) and a new taxonomic disposition of the genera. *Taxon* 19: 782-786.

KORF R.P., 1973 - Discomycetes and Tuberales. *In:* Ainsworth G.C., Sparrow F.H., Sussmann A.S. *The Fungi* IV a. New-York, Academic Press : 249-319.

KORF R.P. and ZHUANG W-Y., 1985 - Some new species and new records of Discomycetes in China. *Mycotaxon* 22 : 483-514.

LE GAL M., 1953 - *Les Discomycètes de Madagascar.* Paris, Lab. Cryptog. M.N.H.N, 465p.

MERKUS E., 1976 - Ultrastructure of the ascospore wall in Pezizales (Ascomycetes) - IV. *Persoonia* 9 : 1-38.

SAMUELSON D.A., 1975 - The apical apparatus of the suboperculate ascus. *Canad. J. Bot.* 53 : 2660-2679.

SEAVER F.J., 1927 - A tentative scheme for the treatment of the genera of the Pezizaceae. *Mycologia* 19 : 86-89.

SEAVER F.J., 1928 - *The north American Cup-Fungi (Operculates).* New York, Seaver, 284p.

THIND K.S. and WARAITCH K.S, 1964 - The Pezizales of India. VIII. *J. Indian Bot. Soc.* 43 : 459-475.

Van BRUMMELEN J., 1975 - Light and electron microscopic studies of the ascus top in *Sarcoscypha coccinea. Persoonia* 8 : 259-271.

Van BRUMMELEN J., 1978 - The operculate ascus and allied forms. *Persoonia* 10 : 113-128.

ABREVIATIONS DES LEGENDES DES PLANCHES ET DES FIGURES

a	couche a de la paroi de l'asque
b	couche b de la paroi de l'asque
c	couche c de la paroi de l'asque
c1	sous-couche c1 de la paroi de l'asque
c2	sous-couche c2 de la paroi de l'asque
c3	sous-couche c3 de la paroi de l'asque
ch	cheminée
cp	coupole (= sous-opercule)
d	couche d de la paroi de l'asque (et ses sous-couches d1, d2)
e	épiplasme
ep	épaulement
fe	fibrilles sur l'épaulement
g	gélin
gl	glycogène
gr	granulations réactives
int	paroi intermédiaire
l	lipides
lm	lomasomes
m	mitochondrie
n	noyau
op	opercule
p	plasmalemme
pa	paroi de l'asque
par	paraphyse
pe	paroi externe de l'asque
per	périspore
pf	plage fibrilleuse
pi	paroi interne de l'asque
pp	paroi propre de l'ascospore (et ses sous-couches pp1, pp2, pp3)
ps	paroi de la spore
sa	saillie annulaire sous la coupole
sp	sporoplasme
t	tache réactive
v	vacuole
zc	zone claire au-dessus de l'ascospore supérieure
zd	zone de déhiscence

ABBREVIATIONS IN PLATES AND FIGURES

a	a layer of the ascus wall
b	b layer of the ascus wall
c	c layer of the ascus wall
c1	c1 underlayer of the ascus wall
c2	c2 underlayer of the ascus wall
c3	c3 underlayer of the ascus wall
ch	chimney
cp	cupola (= suboperculum)
d	d layer of the ascus wall
e	epiplasm
ep	shoulder
fe	fibrilla over the shoulder
g	gélin
gl	glycogen
gr	reactive granulations
int	intermediary wall
l	lipids
lm	lomasome
m	mitochondria
n	nucleus
op	operculum
p	plasmalemma
pa	ascus wall
par	paraphyse
pe	external ascus wall
per	perispore
pf	fibrillous zone
pi	internal ascus wall
pp	proper wall of the ascospore (with its underlayers pp1, pp2, pp3)
ps	ascospore wall
sa	small annular prominence under the cupola
sp	sporoplasm
t	reactive spot
v	vacuole
zc	clear zone over the first ascospore
zd	dehiscence zone

LEGENDES DES PLANCHES

(Sauf IV B, réalisée au microscope électronique à balayage, toutes les planches sont réalisées au microscope électronique par transmission après mise en oeuvre de la technique PATAG).

(Except IV B, which is from SEM, all plates are from TEM using the PATAG technic).

Planche I - *Pseudopithyella minuscula*. - A : Apex de jeune asque. Remarquer la paroi plus mince à l'apex.- B : Asque un peu plus âgé. Le gélin ascal semble limité vers l'extérieur par une fine membrane (flèche). Remarquer la différenciation dans la paroi et l'apparition du futur épaulement (double flèche).

Plate I - *Pseudopithyella minuscula*. - A : Young ascus apex. Note the thin wall at the apex. - B : Rather older ascus. The ascus gelin seems limitated outside by a thin membrane (arrow). Note differentiations in the wall and shoulder (double arrow).

Planche II - *Pseudopithyella minuscula*. - A : Apex de jeune asque au stade de différenciation de l'épaulement. Noter la plage fibrilleuse réactive (pf) dans l'ébauche de l'épaulement et la surface externe irrégulière de celui-ci (flèche). - B : Apex d'un asque plus âgé avec épaulement (ep) bien individualisé. La couche d devient plus réactive au sommet de l'asque où les couches plus externes sont plus ou moins effacées.

Plate II - *Pseudopithyella minuscula*. - A : Young ascus apex at the time of shoulder differentiation. Note the reactive fibrillar zone (pf) in the young shoulder whose external surface is irregular (arrow). - B : Apex of an older ascus with a distinct shoulder (ep). The d layer becomes more reactive at the ascus top where the external layered aspect more or less disappeared.

Planche III - *Pseudopithyella minuscula*. - A : Apex d'asque avec une ascospore dont la paroi, épaisse, a encore une structure homogène (stade primaire avancé). L'épaulement (ep) est bien individualisé. - B : Apex d'asque un peu plus âgé avec une ascospore dont la paroi comporte des différenciations (stade secondaire). Remarquer la réactivité de la coupole (cp) formée par la couche d au sommet de l'asque. La paroi propre de l'ascospore est différenciée en une partie interne claire et une partie externe plus réactive.

Plate III - *Pseudopithyella minuscula*. - A : Ascus top with an ascospore whose thick wall till shows an homogenous structure (advanced primary stadium). The shoulder is clearly distinct. - B : Rather older ascus apex with an ascospore whose wall shows differentiations (secondary stadium). Note the reactivity of the cupola (cp) formed by the d layer at the top of the ascus. The ascospore proper wall is differentiated into a clear internal part and a more reactive external part.

Planche IV - *Pseudopithyella minuscula*. - A : Apex d'asque proche de la déhiscence. La couche d qui, au sommet, constitue la coupole, n'est pas réactive sur le flanc de l'asque. Noter la saillie annulaire (sa) sous la coupole et la zone plus claire (zd) où se produira la déhiscence. - B : Stade équivalent à A. MEB (cf. Donadini, 1986). Noter l'épaulement et l'emplacement du futur opercule dans la coupole.

Plate IV - *Pseudopithyella minuscula*. - A : Ascus apex just before dehiscence. The d layer, which forms the reactive cupola at the ascus top has a clear appearance in the ascus flank. Note the small annular prominence (sa) under the cupola and the clear zone where dehiscence will take place (zd). - B : Stadium similar to A. SEM (cf. Donadini, 1986). Note the shoulder and the operculum site in the cupola.

Planche V - *Pseudopithyella minuscula*. - A : Apex d'asque déhiscent. (Il s'agit probablement d'un asque qui s'est ouvert accidentellement avant complète maturité car, latéralement, la couche d est encore réactive et la partie externe claire de la paroi persiste sur le dessus de l'opercule). Noter la courte cheminée formée par la base de la coupole. - B : Apex d'un asque ayant libéré ses spores. L'épaulement persiste, différencié, plus ou moins

vésiculeux à son sommet. Il est séparé de la cheminée par une zone claire (flèche). La cheminée est vésiculeuse à son sommet (double flèche).

Plate V - *Pseudopithyella minuscula.* - A : Ascus apex at the dehiscence time. (Probably the ascus opened accidentally before it was completely mature because, lateraly, the d layer is still reactive and the clear external wall is persisting over the cupola). Note the short chimney made of the cupola basis. - B : Ascus apex after spore discharge. The persisting shoulder, remains differentiated and is more or less vesiculous towards its top. A clear zone (arrow) separates it from the chimney. This is vesiculous at its top (double arrow).

Planche VI - *Pseudopithyella minuscula.* - A : Ascospores dans un asque. - La paroi ascale (pa) est appliquée sur les ascospores. Deux noyaux (n) sont visibles dans l'ascospore. - B : Sommet de paraphyse. - La paroi est très réactive. Noter la présence de lipides et de glycogène. - C : Détail de la paroi ascale et de la paroi d'une ascospore. La couche d de la paroi ascale est réactive.

Plate VI - *Pseudopithyella minuscula.* - A : Ascospores into an ascus. The ascus wall (pa) is applied on ascospores. Two nuclei (n) are distinct in the ascospore. - B : Paraphyse top. The wall is strongly reactive. Note the presence of lipids and glycogen. - C : Detail of the ascus wall and of an ascospore wall. The d layer of the ascus wall is reactive.

Planche VII - *Sarcoscypha coccinea.* - A : Asque peu avant la déhiscence. Comparer avec *Pseudopithyella minuscula* (Pl. III B). - B : Asque en déhiscence. Remarquer l'absence d'épaulement et la persistance de la partie externe de la paroi de l'asque au sommet de l'opercule.

Plate VII - *Sarcoscypha coccinea.* - A : Ascus just before dehiscence. Compare with *Pseudopithyella minuscula* (Pl. III B). - B : Dehiscence of an ascus. Note the absence of a shoulder and the persisting external part of the ascus wall at the top of the operculum.

Planche VIII - *Sarcoscypha coccinea.* - A : Asque après déhiscence. - B : Paraphyses.

Plate VIII - *Sarcoscypha coccinea.* - A : Ascus after dehiscence. - B : Paraphyses.

Planche IX - *Sarcoscypha coccinea.* - A : Détail de paroi latérale d'un asque et d'une ascospore en cours de maturation. Noter la réactivité de la couche d de l'asque et la périspore dense de l'ascospore. - B : Détail de VII A (paroi d'un asque, non loin du sommet et d'une ascospore mûre). Noter, dans la paroi ascosporale, la périspore moins dense que sur IX A et la présence de taches et de granulations réactives dans la section de la paroi propre.

Plate IX - *Sarcoscypha coccinea.* - A : Detail of the lateral wall of an ascus and of an ascospore during its maturation. Note the reactivity of the ascus d layer and the dense perispore of the ascospore. - B : Detail of VII A (ascus wall, not far from the top, and mature ascospore). Note the perispore in the ascospore wall, which is not so dense as in IX A; note also the reactive spots and granulations in the section of the proper wall.

PLANCHE I

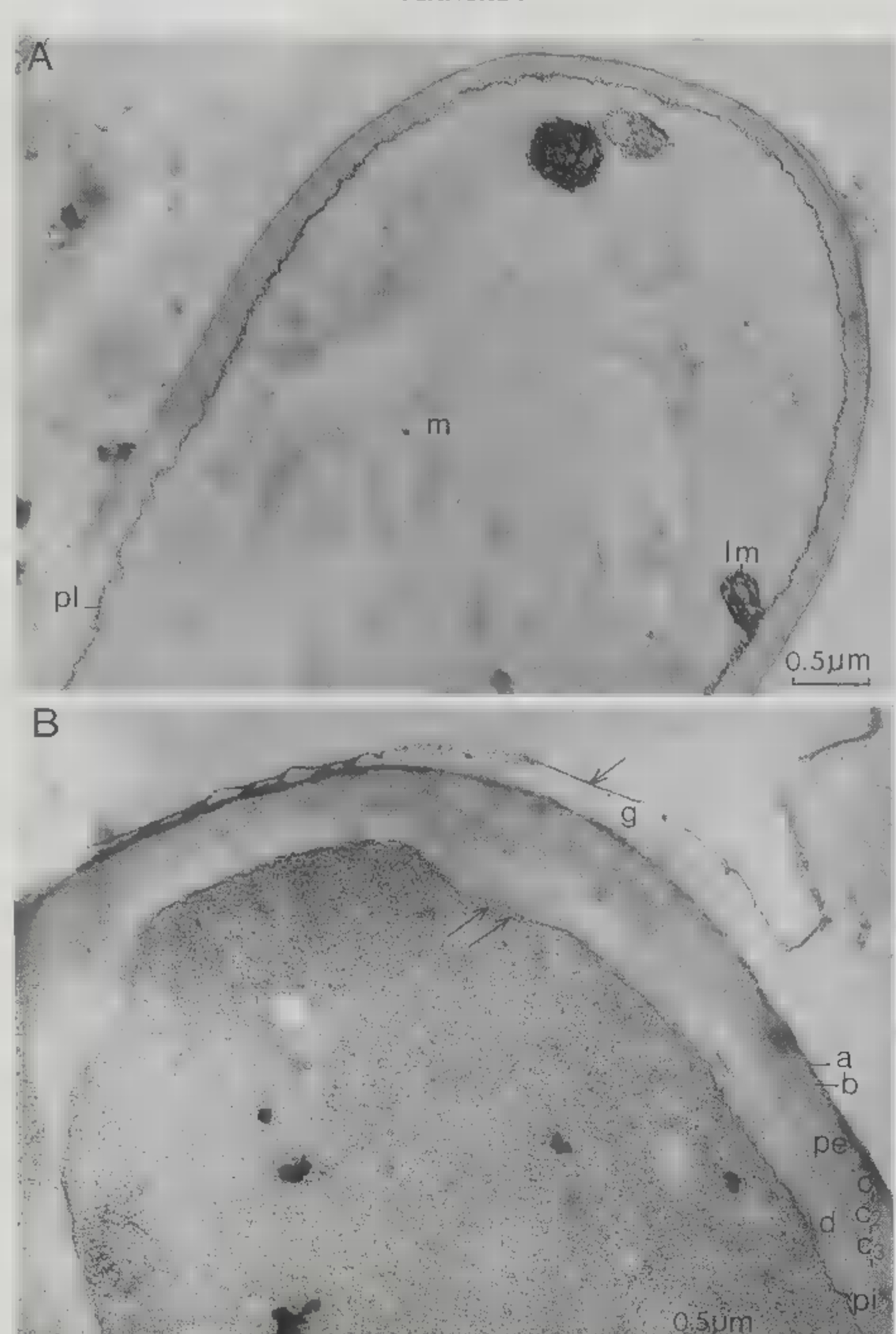


PLANCHE II

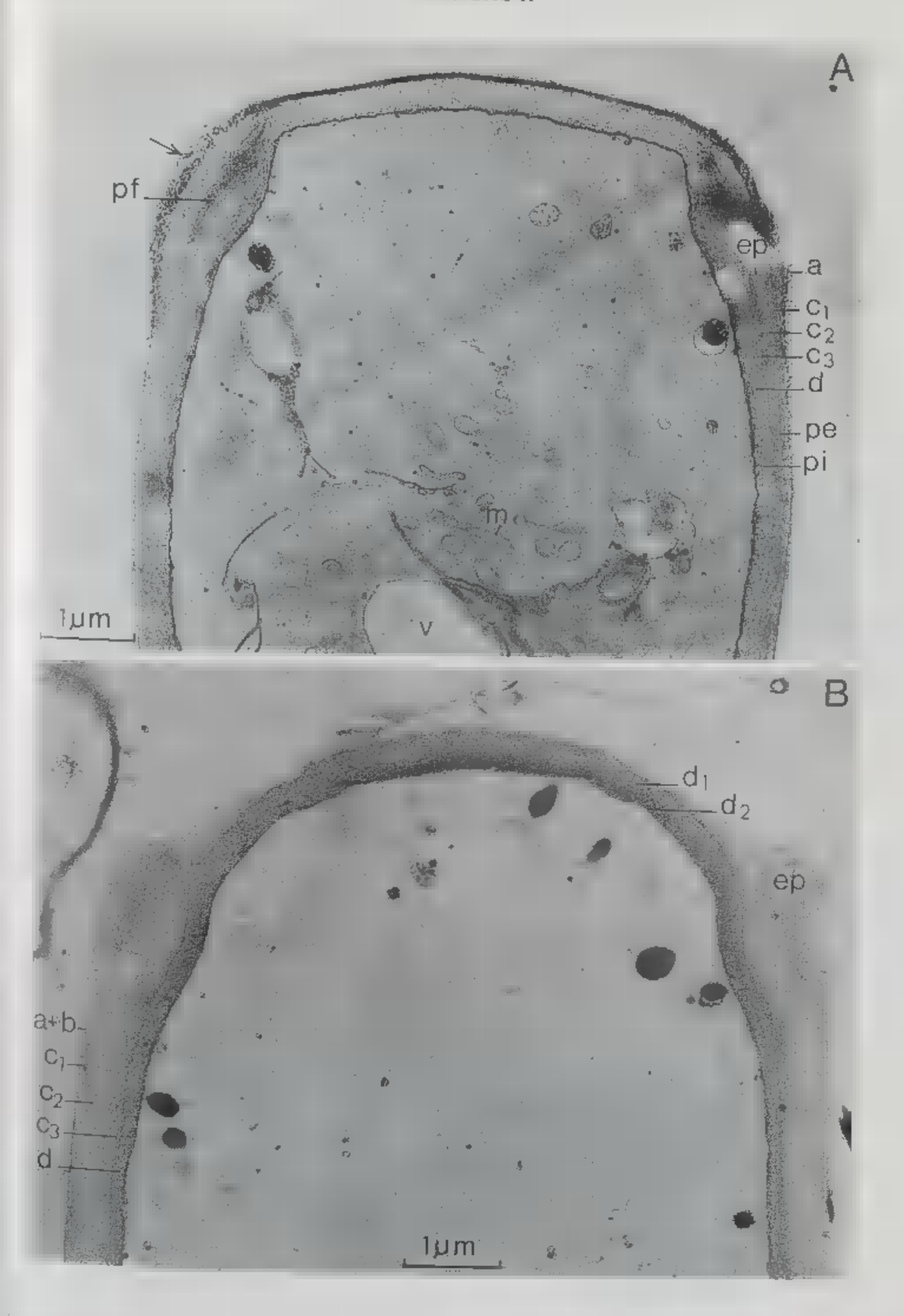


PLANCHE III

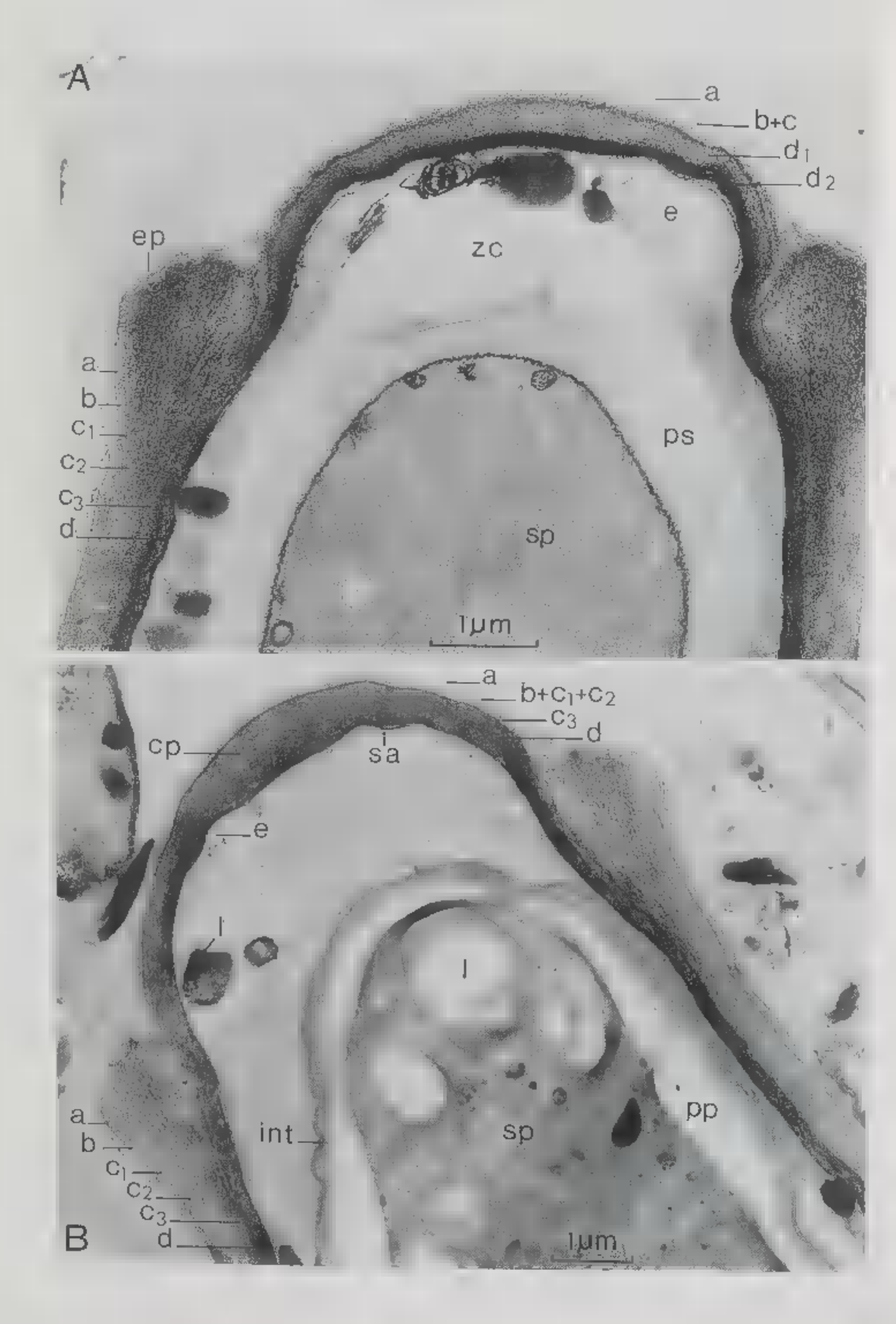

A
a
b+c
d1
d2
e
ep
zc
a
b
c1
c2
c3
d
ps
sp
1μm
a
b+c1+c2
c3
d
cp
sa
e
l
l
a
b
c1
c2
c3
d
int
sp
pp
B
1μm

PLANCHE IV

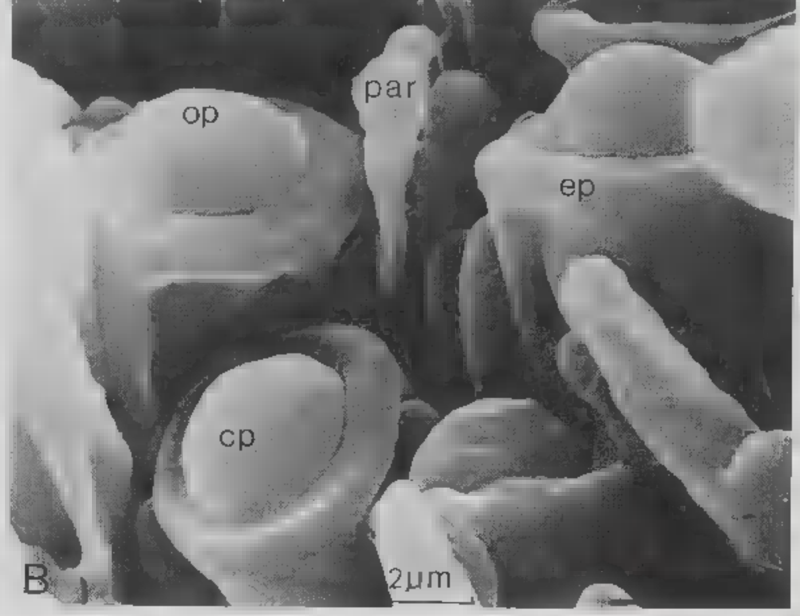


PLANCHE V

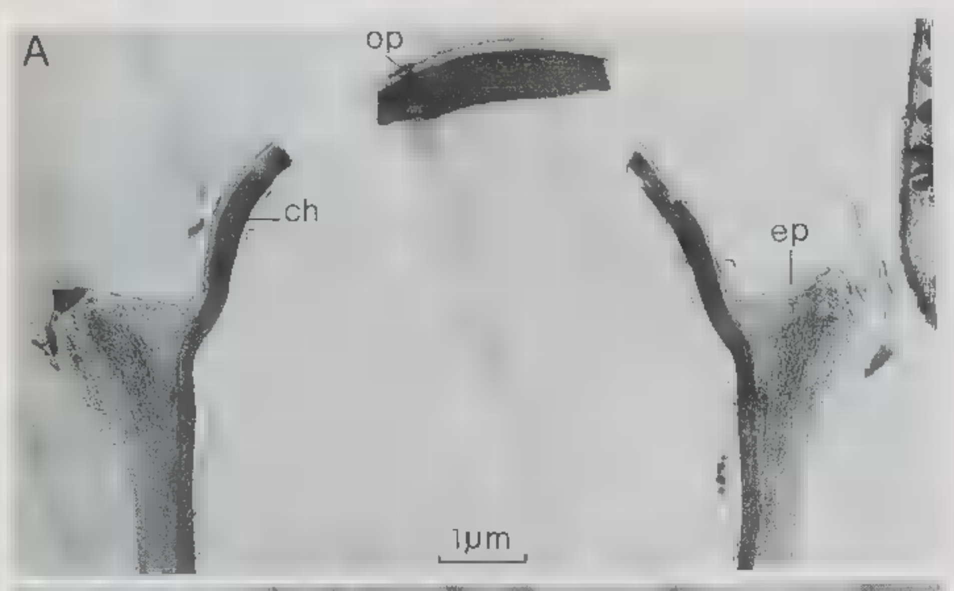


PLANCHE VI



PLANCHE VII

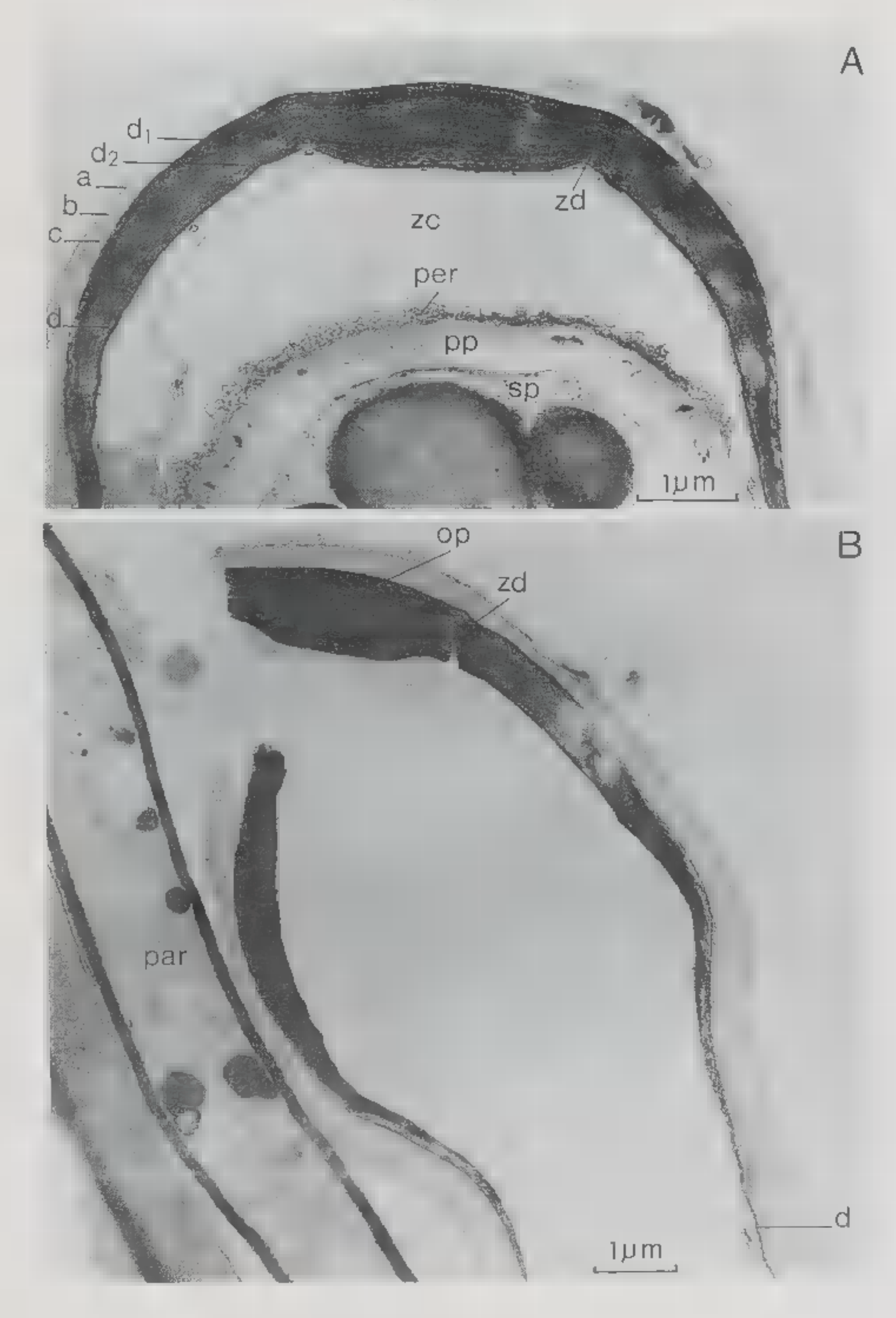


PLANCHE VIII

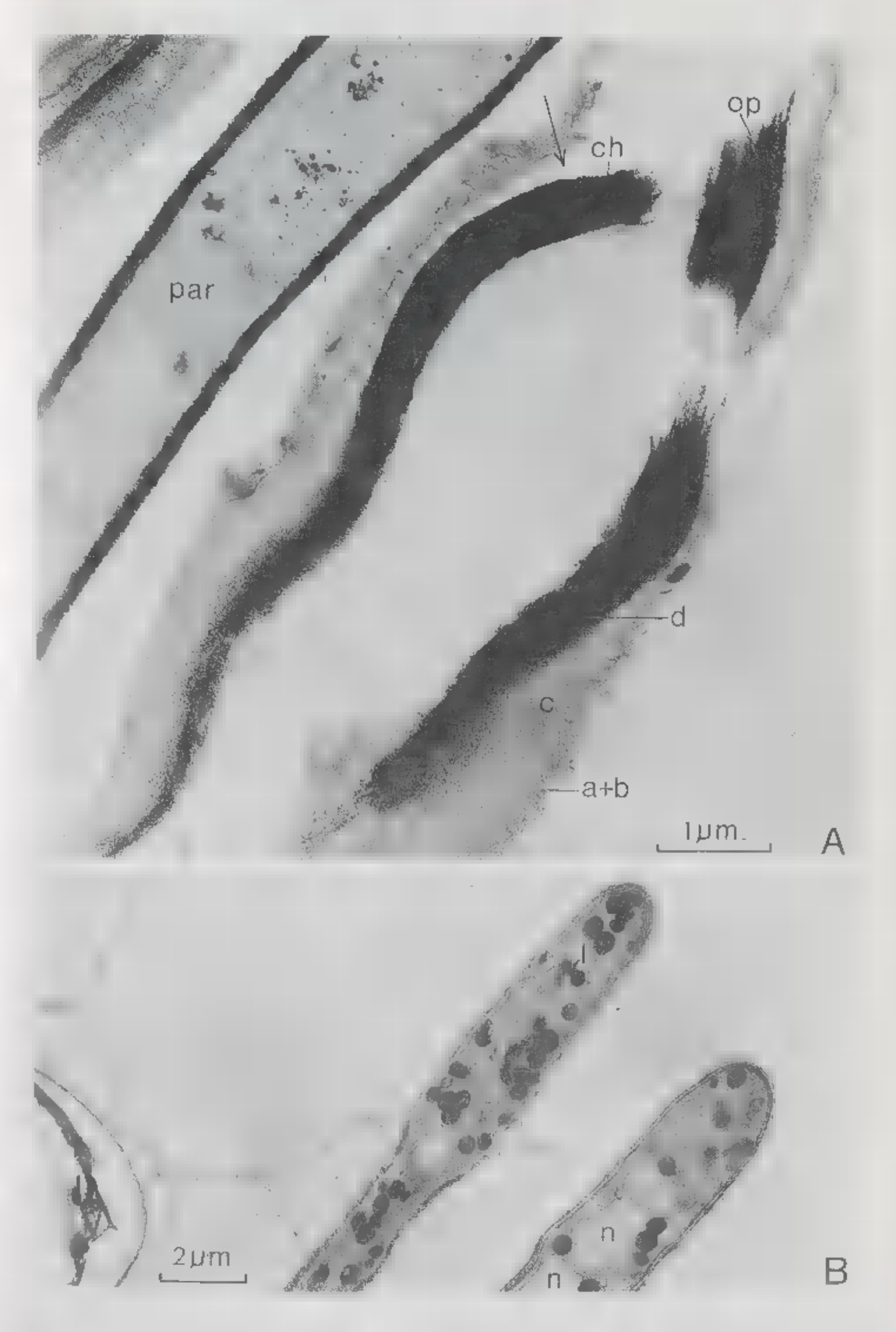
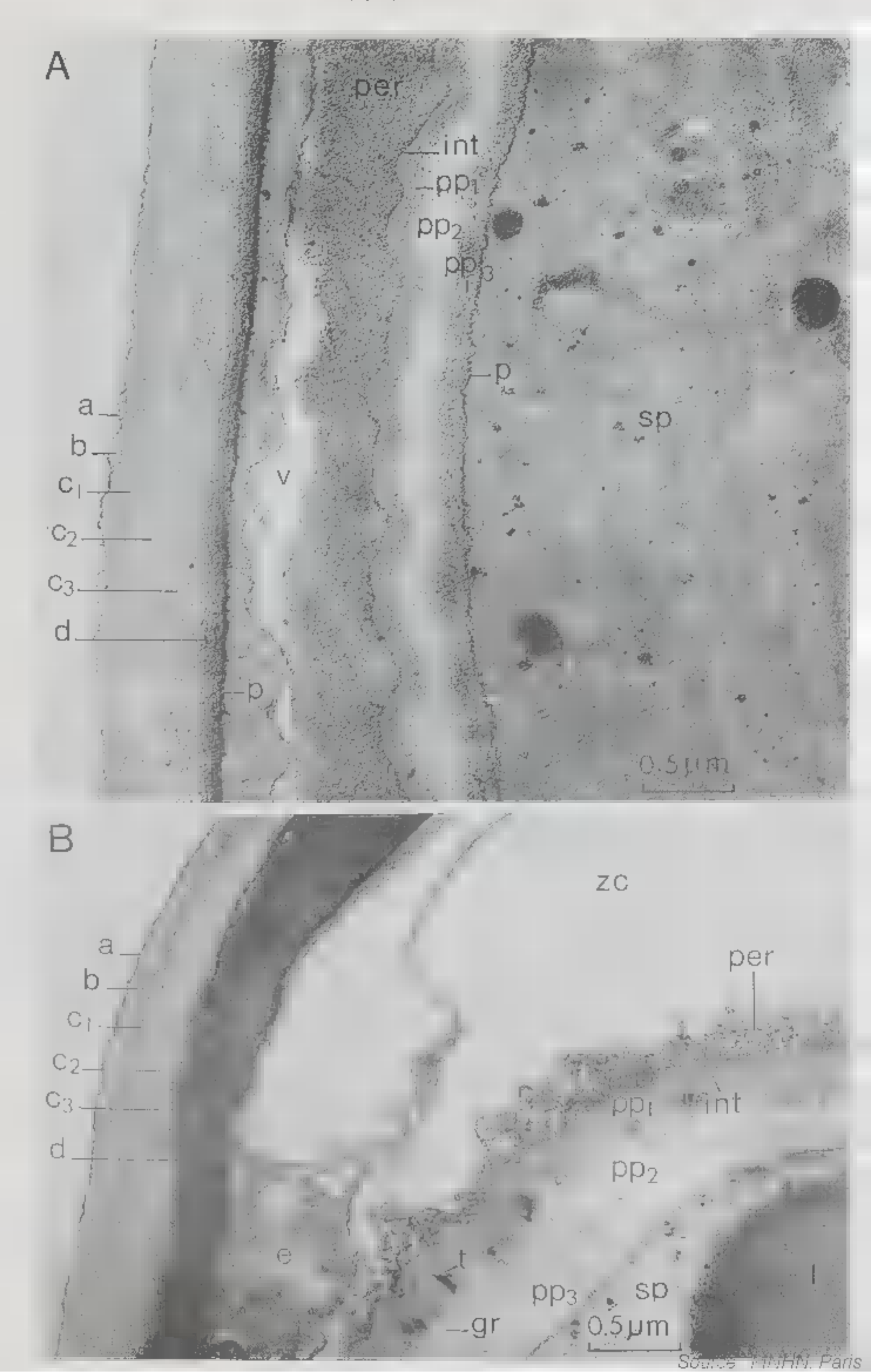


PLANCHE IX


A
per
int
pp_1
pp_2
pp_3
p
sp
a
b
c_1
c_2
c_3
d
v
p
0.5 µm
B
zc
a
b
c_1
c_2
c_3
d
per
pp_1
int
pp_2
e
t
pp_3
sp
gr
0.5µm
l